"Pseudopilze" – Pilz oder nicht Pilz?

Sigrid Neuhauser[1,2,*] & Martin Kirchmair[1]

Abstract: The term fungal-like organism refers to a diverse group of microorganisms which once were thought to be related to true fungi. However, these organisms are not related to the fungi, but belong to different branches of the tree of life. Many of these fungal like organisms have influenced our life significantly. Some of them cause plant diseases that changed agriculture and our ecosystems (e.g. *Phytophthora infestans*). Others hijack the plants metabolism and have evolved complex interactions with their host (e.g. *Plasmodiophora brassicae*). Slime moulds are able to solve complex puzzles, navigate robots and are able to mimic complex networks. This article provides a short introduction into the fascinating world of these enigmatic organisms.

Zusammenfassung: Unter dem Begriff „Pseudopilze" werden Organismen zusammengefasst, die, obwohl sie Eigenschaften aufweisen, die denen der echten Pilze ähneln, nicht mit den echten Pilzen verwandt sind. Anhand von Beispielen wird die Bedeutung ausgewählter Pseudopilze dargestellt. Einige dieser Pseudopilze, wie z.B. der Oomycet *Phytophthora infestans* haben sowohl unsere Geschichte als auch unsere Umwelt stark beeinflusst. Andere haben raffinierte und komplexe Methoden entwickelt um den Stoffwechsel ihrer Wirtspflanze zu übernehmen *(Plasmodiophora brassicae)*. Schleimpilze dagegen können Rätsel lösen, sind in der Lage komplexe Netzwerke zu bilden und zeigen betrügerische Absichten. Dieser Artikel soll eine kurze Einführung in die faszinierende Welt dieser rätselhaften Wesen sein.

Key words: Fungal-like organisms, oomycota, phytomyxea, myxomycota.

*Correspondence to: sigrid.neuhauser@uibk.ac.at

Address: [1]Institute für Mikrobiologie, Universität Innsbruck, Austria; [2]Institute of Zoology, Natural History Museum London, UK.

EINLEITUNG

Der Begriff „Pseudopilze" fasst (nicht systematisch) eine Reihe von mikroskopisch kleinen Organismen zusammen, die weder miteinander noch mit den „Echten Pilzen" verwandt sind. Diese sogenannten Pseudopilze wurden entweder aufgrund ihres Aussehens oder aufgrund ihrer Lebensweise ursprünglich den Pilzen zugeordnet. Daher fallen sie auch heute noch ins Arbeitsfeld der Mykologen. Allerdings ist in den letzen Jahren unser Wissen über die Diversität - nicht nur, aber vor allem - der mikroskopisch kleinen Lebewesen auf unserem Planeten stark gewachsen, und neue wissenschaftliche Erkenntnisse haben gezeigt, dass die im folgenden genauer behandelten Pseudopilze zu verschiedenen systematischen Einheiten der einzelligen Eukaryonten (Protisten im weiteren Sinn) gehören.

Dass es überhaupt so etwas wie Pseudopilze gibt ist, lässt sich einfach dadurch erklären, dass die systematische Gliederung der einzelligen Organismen eine schwierige Aufgabe war und ist. Besonders die Abgrenzung der Organismen, die als „primitive" also ursprüngliche Pilze, „primitive" einzellige Tiere und zum Teil auch als „primitive" Pflanzen eingestuft wurden, war von Anfang an eine Herausforderung für Taxonomen (obwohl die Pflanzen aufgrund des Vorhandenseins von Chloroplasten noch das kleinste Problem darstellten). Einerseits sind alle diese Lebewesen sehr klein und besitzen ein einander ähnliches Aussehen. Unterschiede sind oft nur mit aufwen-



digen mikroskopischen Techniken und nach jahrelanger Erfahrung erkennbar. Selbst heute in Zeiten von DNA Analyse und genetischem Fingerabdruck ist es trotz vieler Fortschritte nicht immer einfach, diese Organismen einer bestimmten systematischen Gruppe zuzuordnen, da nur ein verschwindend kleiner Prozentsatz dieser Organismen ausreichend gut untersucht ist, um als Referenz für solche Untersuchungen zu dienen.

Zu den Pseudopilzen in dem Sinn, wie sie im vorliegenden Beitrag vorgestellt werden, gehören alle Organismen, die in den letzten 100 Jahren als Pilze angesehen wurden, und deren wissenschaftlichen Namen den Regeln der botanischen Nomenklatur folgen (oder bis vor kurzem folgten). Im Weiteren werden nur Oomyceten (Ei- oder Wasserpilze), die Schleimpilze (Myxomyceten), und Plasmodiophoride genauer behandelt und vorgestellt. Diese Pseudopilze sind allgegenwärtig und zeichnen sich oftmals durch einen komplizierten Lebenszyklus aus. Gemeinsam ist ihnen mindestens ein Stadium in ihrem Lebenszyklus das einzellig und freibeweglich ist (z.B. Zoosporen, Myxamöben, Myxoflagellaten). Auch gibt es meist kein „auffälliges" Stadium wie zum Beispiel Fruchtkörper, sondern diese Organismen bleiben für den Großteil ihres Lebens mikroskopisch klein und unscheinbar. Die Klassifikation



Abb. 1–3: Schleimpilze. **1**, **3**, Schleimpilzfruchtkörper. **2**, Plasmodium.

von Lebewesen wurde vor allem aufgrund ihres Erscheinungsbildes vorgenommen. Bei mikroskopisch kleinen Organismen ist das natürlich schwieriger, da die verwendeten Merkmale nicht immer gleich erkennbar sind. Auch ähneln Pseudopilze in einer ganzen Reihe von Eigenschaften den echten Pilzen. Oomyceten bilden Hyphen (fadenförmige Zellen) aus an deren Ende die (beweglichen) Sporen in sogenannten Zoosporangien gebildet werden. Schleimpilze bilden kleine Fruchtkörper aus, die auf den ersten Blick stark an die Fruchtkörper der echten Pilze erinnern (Abb. 1–3). Andere wie zum Beispiel die Plasmodiophoriden, wurden aufgrund des Vorhandenseins von für Pilze typischen Zellbestandteilen wie Chitin als Pilze klassifiziert.

Obwohl die meisten Menschen diese Organismen nie direkt zu Gesicht bekommen werden, sind wir doch alle von ihnen abhängig und sind von ihrem Vorhandensein in irgendeiner Weise betroffen. So haben einige dieser Organismen unsere Umwelt nachhaltig verändert (Hardham 2005, Fry 2008), oder haben großen Einfluss auf die Art und Weise, wie in der Landwirtschaft verschiedene Pflanzen angebaut werden (Thines & Kamoun 2010). Wieder andere besuchen uns manchmal im Garten wo sie so manchen dann an Wesen von einem anderen Planeten erinnern. Dennoch sind die Verwandtschaftsbeziehung zu anderen Organismen wichtig, da sie Aufschluss darüber geben können, wie und ob wir diese Organismen verstehen können. Gerade bei Pflanzenpathogenen ist es wichtig ihre Schwächen zu kennen, damit wir sie effektiv bekämpfen können. Dem Bekämpfen von Pflanzenkrankheiten steht auf der anderen Seite der Erhalt der Biodiversität gegenüber. Viele dieser Organismen spielen eine wichtig Rolle beim Aufrechterhalten des natürlichen Gleichgewichts unserer Umwelt, und sind daher ein unverzichtbarer Bestandteil der Stabilität unseres Ökosystems. Ohne diese Organismen genau kennen und zu verstehen, werden wir sie weder bekämpfen noch erhalten können.

Oomyceten: *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary

Der wohl bekannteste Pseudopilz ist der Oomycet *Phytophthora infestans*, der als Verursacher der Großen Irischen Hungersnot traurige Berühmtheit erlangt hat. *Phytophthora infestans* verursacht die Kraut- und Knollenfäule der Kartoffel, die auch heute noch die bedeutendste Krankheit von Kartoffeln ist. Mehr als 150 Jahre nachdem diese Krankheit das erste Mal beschrieben wurde, können Kraut- und Knollenfäuleepidemien Bauern in den Ruin treiben oder Lebensmittelknappheiten verursachen. Die direkten (Ertragsausfälle) und indirekten (Pflanzenschutz) Kosten werden weltweit auf über 3 Mrd. Euro pro Jahr geschätzt (Fry 2008).

Ungefähr 300 Jahre nachdem die Kartoffel in Europa eingeführt wurde, wurden um 1840 zum ersten Mal die Symptome der Kraut und Knollenfäule dokumentiert (Fry 2008). Zwischen 1845 und 1849 kam es zur berühmt- berüch-

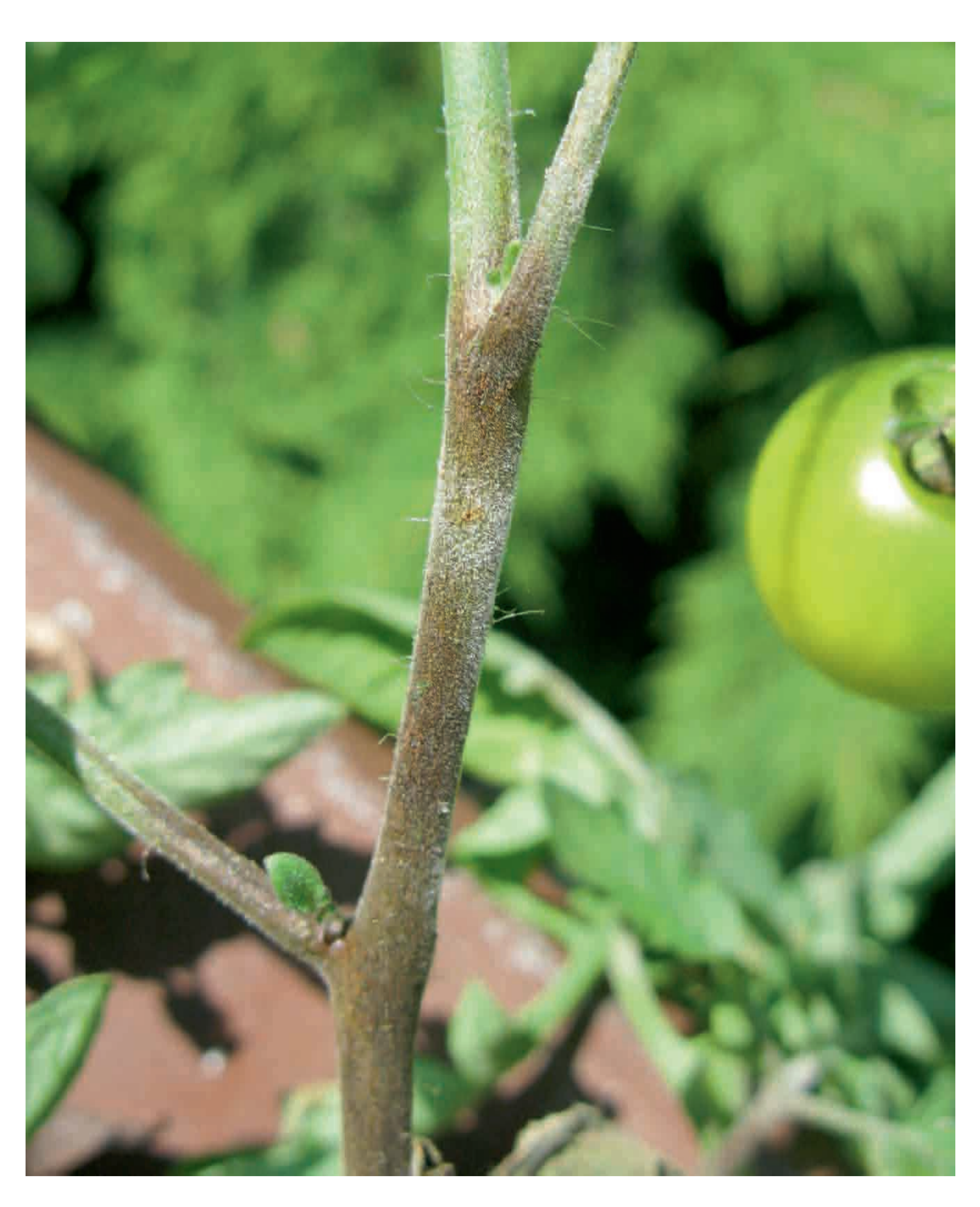


Abb 4: Tomatenpflanze mit deutlichem Kraut- und Knollenfäulebefall.

tigten Irischen Hungersnot, die ca. 2 Mio. Menschen das Leben kostete, während mehr als 1 Million vor allem junge Menschen ihr Glück in der Neuen Welt zu finden suchten. Irland wurde damals besonders hart getroffen, da die Kartoffel das Hauptnahrungsmittel war. Auch der Rest Europas wurde durch die damalige Epidemie schwer getroffen, allerdings war die Bevölkerung in keinem europäischen Land so auf die Kartoffel als Nahrungsmittel angewiesen wie die Iren.

Was die Kraut- und Knollenfäule so gefährlich macht ist, dass alle Pflanzenteile innerhalb kürzester Zeit befallen und zerstört werden. Innerhalb nur weniger Tage kann eine befallene Pflanze absterben. Die Krankheit kann sich unter guten Bedingungen rasend schnell ausbreiten, was mit dem Lebenszyklus des Pathogen zu tun hat. Wenn die ersten Krankheitssymtome erkennbar sind, ist es für die befallene Pflanze schon zu spät - denn wenn braune, faule Stellen erkennbar sind, werden dort tausende von sogenannten Sporangien, also Sporenbehälter gebildet. Diese Sporangien sind bei genauerem Hinsehen als grau-weißer Pelz auf der Pflanze erkennbar (Abb. 4). Diese Sporangien sind auch das Erfolgsrezept von *P. infestans*, da sie von Wind und/ oder Wasser verbreitet werden. Bei der Verbreitung durch den Wind sind Distanzen von bis zu 200 km innerhalb weniger Tage möglich - was die schnelle und vernichtende Ausbreitung dieses Schädlings erklärt (FRY 2008). Erschwe-

rend kommt dazu, dass sich *P. infestans* auch durch den Boden ausbreitet und Wurzeln und Kartoffelknollen befällt. Werden befallene Kartoffeln geerntet, kommt es zu einem schnellen Verderb der Kartoffeln - und die Krankheit kann sich auch noch während der Lagerung auf gesunde Kartoffeln ausbreiten (Fry 2008).

Neben der Eigenschaft als Pflanzenpathogen ist *Phytophthora infestans* ein ausgezeichnetes Beispiel für einen sogenannten „invasiven" Schädling. Invasive Arten sind laut Definition Arten, die in einem bestimmten Gebiet eigentlich nicht vorkommen, aber durch den Menschen in dieses Gebiet eingeschleppt wurden. Aufgrund des Fehlens von natürlicher Konkurrenz breiten sich diese invasiven Arten dann scheinbar ungehindert in der neuen Heimat aus. Der geographische Ursprung von *P. infestans* ist bis heute heftig umstritten (Fry 2008). Eine Theorie besagt, dass dieser Pseudopilz seinen Ursprung in Mexiko hat, wohingegen die Anhänger der anderen Theorie glauben, dass *P. infestans* aus den südamerikanischen Anden stammt. Welche der beiden Theorien der Wahrheit am nächsten kommt, wird sich vermutlich auch in absehbarer Zukunft nicht mit Sicherheit sagen lassen. Sicher ist hingegen, dass in den 1970ger Jahren eine „neue" Variante von *P. infestans* mit einer Ladung Saatkartoffeln aus Mexiko über die Niederlande in die Schweiz nach Europa eingeführt wurde. Diese neue Variante hat sich inzwischen durch ganz Europa ausgebreitet, und scheint die „alte" Variante in vielen Bereichen zu verdrängen. *Phytophthora infestans* hat in Europa und auch in Nordamerika sowohl die Landwirtschaft als auch die Geschichte nachhaltig beeinflusst - und es scheint als ob dieser Pseudopilz auch in Zukunft noch einige Überraschungen für uns bereithält.

Auch „Cousins" von *P. infestans* haben schon mehrfach unsere Umwelt verändert oder sind gerade dabei. So gilt *Phytophthora cinnamomi* Rands als der „invasivste Schädling der Welt", da dieser Pseudopilz weltweit mehr als 3000 verschiedene Pflanzenarten - darunter auch wirtschaftlich bedeutende Arten - befallen kann (Hardham 2005). Vor allem in Australien verursachte er eine massive Veränderung im natürlichen Ökosystem, da er mehr als 2000 endemische - also nur in Australien vorkommende - Pflanzenarten befällt und zum Absterben bringt. Aber auch unsere heimischen Naturlandschaften werden momentan durch eine ganze Reihe von *Phytophthora* Arten bedroht. Um nur ein Beispiel zu nennen: *Phytophthora alni* Brasier & S.A. Kirk verursacht momentan ein massives Erlensterben, das auch an unseren Flussufern kaum noch zu übersehen ist (Braiser et al. 2004).

Schleimpilze (Myxomyceten)

Schleimpilze sind faszinierende Wesen, auch wenn ihr Name nach wie vor fälschlich auf eine Verwandtschaft mit den Pilzen hinweist. Nach aktuellen taxonomischen Erkenntnissen gehören Schleimpilze nämlich zu der sogenannten Gruppe der Amoebozoa (Fiore-Donno et al. 2010). Die Sporen von Schleimpilzen keimen je nach Bedingungen mit Amöben oder Flagellaten. Diese ernähren sich von Bakterien und irgendwann begegnen sich zwei von ihnen, verschmelzen miteinander und es kommt zur Fusion der Zellkerne. Obwohl sich nur die Kerne und nicht die Zelle weiter teilen, wächst diese und bildet eine riesige Masse - das Plasmodium. Diese Plasmodien sind oft nach Regenfällen als bunte, schleimige Massen in Wald und Garten zu beobachten (Abb. 2). Die Plasmodien kriechen über den Boden, bis sie schließlich Fruchtkörper ausbilden, die eben wie winzige Pilze ausschauen (Abb 1, 3), was vermutlich der Hauptgrund für ihre fälschliche Einordnung in die Pilze ist. In diesen Fruchtkörpern werden Sporen gebildet, aus denen dann die einzelnen Myxoamoeben schlüpfen, womit der Kreislauf von Neuem beginnt.

Aber Schleimpilze können auch den Gewinn eines IG-Nobelpreises (für Forschung, die auf den ersten Blick lustig erscheint, dann aber zum Nachdenken anregt) vorweisen. Nakagaki und Mitarbeiter (2000) fanden heraus, dass der Schleimpilz *Physarum polycephalum* Schwein. komplexe Rätsel lösen kann. Dazu platzierten die Forscher eine Futterquelle am Ausgang eines Labyrinths, durch das sich der Schleimpilz sehr schnell einen Weg bahnte und dabei das ganze Labyrinth ausfüllte. Doch sobald die Futterquelle erreicht war, wurden alle Sackgassen des Labyrinths vom Schleimpilz verlassen und es wurde nur noch der kürzeste Weg zwischen den zwei Futterquellen am Eingang und am Ausgang des Labyrinths verwendet. Auch wenn dieses Experiment auf den ersten Blick komisch anmutet, findet diese Eigenschaft von *Physarum* inzwischen praktische Anwendungen in der Modellierung und Optimierung von komplexen Netzwerken, wie komplizierte Verkehrssysteme (Tero et al. 2010). Die mithilfe von *P. polycephalum* modellierten Prozesse können auch als Grundlage für zukünftige Computernetzwerke oder die Steuerung von Robotern dienen (Tsuda et al. 2007).

Nicht alle Schleimpilze bilden echte Plasmodien. Ein „wissenschaftliches Haustier", *Dictyostelium discoideum* Raper bildet sogenannte Aggregationsplasmodien. Dabei beginnen diese Myxomyceten als Einzelgänger, doch sobald passende Umweltbedingungen eintreten, sammeln sich die einzelnen Zellen, die sogenannten Myxamoeben zu großen Schwärmen, die von nun an gemeinsam agieren. Bei diesem Schleimpilz initiieren einzelne, ausgehungerte Individuen den Zusammenschluss der freilebenden Amöben zu einem Aggregationsplasmodium und die anschließende Fruchtkörperbildung (Shaulsky & Kessin 2007). Doch im Gegensatz zu mehrzelligen Tieren bestehen diese Plasmodien aus genetisch unterschiedlichen Organismen, die den Gesetzen Darwins folgend natürlich daran interessiert sind, jeweils ihre Gene weiterzugeben. In diesem Fall ist das allerdings nicht so einfach - denn nur die Amöben, die die Sporen des Fruchtkörpers bilden überleben, während die Individuen, die den Stiel ausbilden, sterben, um den Fortbestand der anderen zu sichern. Es verwundert daher nicht, dass



Abb. 5, 6: Typische Symptome der Kohlhernie. **5**, befallene Pflanze mit deutlichen Wurzelgallen. **6,** befallene Broccolipflanzen.



Dictyostelium discoideum Zellen auf ein großes Waffenarsenal zurückgreifen um ihrem eigenen genetischen Typ einen mengenmäßigen Vorteil im Sporenpool zu verschaffen: Die einzelnen Zellen im Verbund betrügen einander. Dazu verwenden sie zum Beispiel chemische Waffen, das heißt sie senden falsche Signale an andere Zellen aus, um diese dazu zu „motivieren" den Stiel zu bilden. Andere Zellen versuchen durch eine schnellere Entwicklung, durch das Aufsparen von Energiereserven oder durch schlichtes Ignorieren von Signalen anderer Zellen im Verband dem Schicksal als Stielzelle und somit dem sicheren Tod zu entgehen. Wieder andere schrecken selbst vor Kannibalismus nicht zurück, und fressen benachbarte Zellen auf, wenn diese Signale zur Stielbildung aussenden (Shaulsky & Kessin 2007). Eine vor kurzem durchgeführte Studie hat gezeigt, dass schon alleine die Annahme der Einladung zur Fruchtkörperbildung die größte Gefahr darstellt, denn die Amöben, die den Zusammenschluss der Zellen einleiten, werden auch mit großer Wahrscheinlichkeit den Großteil der Sporen ausbilden (Kuzdzal-Fick et al. 2010).

Plasmodiophoride: *Plasmodiophora brassicae* Woronin

Plasmodiophora brassicae ist vermutlich den meisten Gärtnern unter dem Namen Kohlhernie ein Begriff. Ist eine Pflanze mit Kohlhernie infiziert, bilden sich an der Wurzel dicke Wucherungen aus, die der Krankheit auch ihren zweiten Namen eingebracht haben: Klumpfüßigkeit (Abb. 5, 6). Die Kohlhernie ist die weltweit bedeutendste Krankheit von Kohlgewächsen mit einem geschätzten Verlust von durchschnittlich 10 % der Welternte (Dixon 2009). Die meisten bei uns natürlich vorkommenden und angebauten Kohlgewächse - wie Kohl, Futterrüben, Broccoli, Kohlrabi oder Raps - sind für diese Krankheit anfällig, und eine Bekämpfung des Schädlings ist kaum möglich. *Plasmodiophora brassicae* gehört zur sogenannten Gruppe der Plasmodiophoriden, die wiederum zur Gruppe der Rhizaria gehören (Burki et al. 2010). *Plasmodiophora brassicae* besitzt einen komplizierten Lebenszyklus, der aus zwei unterschiedlichen freischwimmenden Stadien (Zoosporen), und vier verschiedenen Stadien in der Wirtspflanze besteht. Im Laufe ihres Entwicklungszyklus wechselt dieser Organismus also 6-mal seine äußere Erscheinung.

Da *P. brassicae* ein bedeutender Phytopathogen ist und gleichzeig ein „Haustier" der Pflanzengentiker nämlich *Arabidopsis thaliana* (L.) Heyn. befällt, ist einiges über das Zusammenleben von Parasit und Wirt bekannt. Die Interaktion zwischen *P. brassicae* und einem passenden Wirt ist vor allem deshalb interessant, weil er zu den biotrophen Pflanzenparasiten gehört. Biotrophe Pflanzenparasiten sind zu ihrem Überleben auf einen lebenden Wirt angewiesen - und mussten somit Strategien entwickeln, um den Wirt zu besiedeln und ihn gleichzeitig am Leben zu erhalten. Mithilfe von verschiedenen genetischen Methoden konnten in den letzten Jahren erstaunliche Einblicke in die Biologie dieses Schädlings gewonnen werden (Siemens et al. 2009).

Finden die freischwimmenden Zoosporen von *P. brassicae* einen passenden Wirt, beginnen sie mit der Infektion: die Flagellen, die zur Fortbewegung im Boden oder Wasser verwendet werden verschwinden und die Zelle beginnt sich abzukapseln. Anschließend bilden diese Zellen ein spezialisiertes Zellorgan aus, dessen Bestandteile „Stachel und Rohr" genannt werden. Diese Namen sind nicht zufällig gewählt, dieses Infektionsorgan ähnelt einer Spritze und wird auch so verwendet: in der Plasmodiophoridenzelle baut sich nun ein großer Druck auf und *P. brassicae* injiziert sich selbst in die Pflanzenzelle. Nun, nachdem die Wurzeln einer passenden Wirtspflanze infiziert wurden, beginnt der Pathogen sukzessive die Kontrolle über die Pflanze zu übernehmen. Die Signale mithilfe derer die Wirtspflanze normalerweise einen Eindringling erkennt, werden abgeschwächt und schließlich fast ganz inaktiviert, was bedeutet, dass sich *P. brassicae* nur wenig Zeit und Energie in das Überwinden der Abwehrmechanismen der Pflanzenzellen benötigt. Hat sich *P. brassicae* nun in der Pflanzenzelle festgesetzt, entwickelt sich in der Pflanzenzelle ein mehrkerniges Plasmodium. Um genügend Energie zu gewinnen, übernimmt *P. brassicae* auch die Kontrolle über den Stoffwechsel der Pflanze - das heißt, die Energie die in den Blättern mithilfe der Photosynthese produziert wird, wird in Form von Zucker und Stärke in die Wurzeln transportiert, wo *P. brassicae* diese Energie für das eigene Wachstum verwendet. Doch damit noch nicht genug; um genügend Platz für die eigenen Nachkommen zu haben, manipuliert *P. brassicae* den Stoffwechsel der Wirtspflanze dahingehend, die Wurzelzellen zu vergrößern und stärker zu teilen als normalerweise. Erst dadurch entstehen die zum Teil faustgroßen Wucherungen der Wurzeln. Nun ist es nicht überraschend, dass die oberirdischen Pflanzenteile nicht weiter wachsen - es fehlt schlicht und einfach die Energie dazu. Nachdem der Parasit seinen Lebenszyklus vollendet hat, bilden sich stabile Dauersporen aus, die es *P. brassicae* ermöglichen für mehrere Jahrzehnte im Boden zu überleben.

DANK

Die Autoren bedanken sich beim Fond zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (FWF) für die Förderung durch Projekte T379-B16 und J3175-B20.

LITERATUR

Brasier C.M., Kirk S.A., Delcan J., Cooke D.E.L., Jung T. & Man in't Veld W.A. (2004): *Phytophthora alni* sp nov and its variants: designation of emerging heteroploid hybrid pathogens spreading on *Alnus* trees. — Mycol. Res. **108**: 1172-1184.

Burki F., Kudryavtsev A., Matz M. V., Aglyamova G. V., Bulman S., Fiers M., Keeling P. & Pawlowski J. (2010): Evolution of Rhizaria: new insights from phylogenomic analysis of uncultivated protists. BMC Evolutionary Biology **10**: 377.

Dixon, G.R. (2009): The Occurrence & Economic Impact of *Plasmodiophora brassicae* & Clubroot Disease. J. Plant Growth Regul. **28**: 194-202.

Fiore-Donno A.M., Nikolaev S.I.; Nelson M., Pawlowski J., Cavalier-Smith T. & Baldauf S.L. (2010): Deep Phylogeny and Evolution of Slime Moulds (Mycetozoa). — Protist **161** (1): 55-70.

Fry W. (2008): *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. — Mol. Plant Pathol. **9** (3): 385–402.

Hardham A.R. (2005): Pathogen profile: *Phytophthora cinnamomi*. — Mol. Plant Pathol. **6** (6): 589-604.

Kuzdzal-Fick J.J., Queller D.C. & Strassmann J.E. (2010): An invitation to die: initiators of sociality in a social amoeba become selfish spores. — Biol. Lett. **6**: 800-802.

Nakagaki T., Yamada H. & Tóth A. (2000): Intelligence: Maze-Solving by an Amoeboid Organism. — Nature **407**: 470.

Shaulsky G. & Kessin R.H. (2007): The Cold War of the Social Amoebae. — Current Biology **17** (16) R684-R692.

Siemens J., Bulman S., Rehn F. & Sundelin T. (2009): Molecular biology of *Plasmodiophora brassicae*. J. . Plant Growth Regul. **28**: 245–251.

Tero A., Takagi S., Saigusa T., Ito K., Bebber D.P., Fricker M.D., Yumiki K., Kobayashi R. & Nakagaki T. (2010): Rules for Biologically Inspired Adaptive Network Design. — Science **327**: 439-442.

Thines M. & Kamoun S. (2010): Oomycete–plant coevolution: recent advances and future prospects. — Curr. Opin. Plant Biol. **13**: 427–433

Tsuda S., Zauner K.P. & Gunji J.P. (2007). Robot control with biological cells. — BioSystems **87**: 215–223